

OBSERVATIONS SUR LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT
DU *SCHIZYMENIA DUBYI* (RHODOPHYCÉE, GIGARTINALE)
EN CULTURE,

et remarques sur certains genres de Némastomacées

F. ARDRÉ*

RÉSUMÉ. — L'examen du matériel sauvage du *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh, type du genre, a permis de préciser la structure du rameau carpogonial et le mode de développement du carposporophyte; le carpogone, après fécondation présumée, présente des connexions avec deux cellules végétatives qui l'encadrent; c'est à partir de ces deux cellules que naissent les filaments de jonction qui s'uniront aux cellules auxiliaires.

Les carpospores du *S. dubyi* récolté à Biarritz, donnent des thalles encroûtants, de type *Haematocelis*, demeurés stériles. Les tétraspores de l'*Haematocelis rubens* J. Agardh, provenant de la même région, produisent des thalles encroûtants de type *Haematocelis* d'où naissent des frondes semblables à celles du *S. dubyi*. L'intervention dans le cycle morphologique du *S. dubyi* d'un tétrasporophyte discoïde à tétrasporocystes zonés, correspondant à l'*H. rubens*, confirme l'hypothèse qui avait été précédemment émise (ARDRE, 1977). Plusieurs suggestions sont proposées pour tenter d'élucider les déviations que ce cycle peut présenter.

Ces résultats amènent à reconsidérer la position systématique du g. *Schizymenia* et de certaines espèces qui lui ont été attribuées, et en outre à s'interroger sur la compréhension de la famille des Némastomacées et des genres qu'elle renferme, en particulier en s'appuyant sur la présence des cellules sécrétrices.

SUMMARY. — The examination of plants from nature of *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh, type species of the genus, allowed to define more accurately carpogonial branch structure and carposporophyte development, after presumed fertilization, the carpogonium presents connections with two vegetative cells on each side; from these two cells, connecting filaments are produced which will later on become connected with auxiliary cells.

Carpospores from *S. dubyi* collected at Biarritz, gave rise to crustose plants, similar to field collected *Haematocelis*, which remained sterile. Tetraspores of *Haematocelis rubens*

* Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris. — L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Cryptogamie: Algologie, 1980, 1, 2: 111-140.

J. Agardh, collected from the same area, gave rise to *Haematocelis*-like crusts from which erect foliose fronds, identical to *S. dubyi* fronds, arose. The implication in the *S. dubyi* life history of a discoid tetrasporophyte, with zonate tetrasporangia, similar to *H. rubens*, confirms the previous hypothesis (ARDRÉ, 1977). Several suggestions are proposed to try to elucidate possible deviations of this life history.

These results lead to reconsider the systematic position of the g. *Schizymeria* and some species assigned to it, and moreover to re-examine the family Nemastomaceae and its genera, particularly based on the presence of secretory cells.

INTRODUCTION

Depuis que MAGNE (1961a, 1961b, 1964) a contesté l'existence des Rhodophycées haplobiontes, de nombreuses recherches ont confirmé l'hypothèse selon laquelle des algues dont les seuls organes reproducteurs connus sont des tétraspores pourraient être la «phase manquante» du cycle de plusieurs Floridiées (DIXON, 1963).

Pour ne s'en tenir, chez les Gigartinales, qu'aux recherches qui ont prouvé l'existence d'un tétrasporophyte rapporté à un autre taxon par suite d'une morphologie très différente de celle du gamétophyte, citons, par exemple, le *Cruoria rosea* couplé à l'*Halarachnion ligulatum* (Wood.) Kütz. (BOILLLOT, 1965, 1972), le *Cruoria arctica* au *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz (SOUTH et al., 1972), divers *Petrocelis* à plusieurs espèces de *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus* (WEST, 1972; WEST et POLANSHEK, 1972, 1975; POLANSHEK et WEST, 1975, 1977; WEST, POLANSHEK et GUIRY, 1977; WEST, POLANSHEK et SHEVLIN, 1978; DION et DELÉPINE, 1979), le *Porphyrodiscus simulans* à l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (FARNHAM et FLETCHER, 1976; CHEN, 1977), l'*Erythrodermis haematis* au *Gymnogongrus leptophyllus* J. Ag. (DECEW et WEST, 1977), des *Erythrodermis* sp. au *Gymnogongrus furcellatus* (C. Ag.) J. Ag. (CANDIA et KIM, 1977) et au *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (ARDRÉ, 1978).

Le *Schizymeria dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh et l'*Haematocelis rubens* J. Agardh sont, apparemment, des algues fort différentes l'une de l'autre. Le *S. dubyi*, au thalle foliacé, n'est connu dans la nature à l'état fertile que par des gamétophytes porteurs de carposporophytes; aucun auteur ne signale chez cette espèce la présence de tétrasporocystes (*Iridaea Montagnei* Duby, MONTAGNE, 1849-50; *Kallymeria Dubyi* Harvey, 1846-51; *Turnerella atlantica* Kylin, 1930, 1932, 1956; CHEMIN, 1930; DIXON et IRVINE, 1977), à l'exception de NEWTON (1931), ce qui n'a jamais été confirmé et qui, par conséquent, paraît douteux (1). Depuis SCHMITZ (1889, 1897), cette espèce est

(1) Il n'y a pas lieu de citer aussi, comme l'ont fait CHEMIN (1930) puis DIXON et IRVINE (1977), le dessin de tétrasporocystes cruciés donné par les frères CROUAN (1867, Pl. 13, fig. 92 (4)), puisque dans la légende il est précisé qu'il s'agit là du *Sch. edulis* (c'est-à-dire du *Dilsea edulis*).

classée dans la famille des Némastomacées (= Gymnophleacées (2), DIXON et IRVINE, 1977) qui a été rattachée à l'ordre des Gigartinales en 1932 par KYLIN. *L'H. rubens*, au thalle encroûtant, est un tétrasporophyte à tétrasporocystes zonés (*Haematophloea Crouani* J. Ag., CROUAN, 1858, 1867; NEWTON, 1931; DENIZOT, 1968; ARDRÉ, 1970). Il est rangé, selon les auteurs, soit dans les Cruoriacées-Gigartinales (KYLIN, 1956), soit dans les Peyssonneliacées-Cryptonémiales (PARKE et DIXON, 1976), soit dans les «incertae sedis» (DENIZOT, 1968).

Dans une précédente publication (ARDRÉ, 1977), il a été montré que l'implication dans le cycle du *S. dubyi* d'un thalle tétrasporophytique correspondant à *L'H. rubens* était vraisemblable. Cette hypothèse était étayée sur les observations suivantes: 1) L'aire de répartition de *L'H. rubens* et celle du *S. dubyi* se recouvrent presque totalement sur les côtes atlantiques: *L'H. rubens* est connu en Angleterre (BATTERS, 1889, 1902; NORTON, 1970), en France (CROUAN, 1858, 1867; SAUVAGEAU, 1897; FELDMANN, 1954; ARDRÉ, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966), en Espagne (SAUVAGEAU, 1897; DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970); le *S. dubyi* est connu depuis le nord de la Grande-Bretagne (HARVEY, 1846-51; BATTERS, 1902; RUSSELL, 1968; WATLING et al., 1970; NORTON et al., 1971; IRVINE et al., 1972) jusqu'à Mogador au Maroc (P. DANGEARD, 1949); entre ces deux régions, il a été signalé dans de nombreuses localités: en France (*Halymenia Dubyi* Duby ex Chauvin, 1830; CROUAN, 1867; SAUVAGEAU, 1897; KYLIN, 1930; FELDMANN et LAMI, 1941; LAMI, 1943; FELDMANN, 1954; LANCELOT, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966; BOUXIN et DIZERBO, 1971; DIZERBO et FLOCH, 1971), en Espagne (SAUVAGEAU, 1897; HAMEL, 1928; MIRANDA, 1931; ARDRÉ, 1957; SEOANE, 1957; DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970), à Tanger (BORNET, 1892), aux Açores (*S. obovata* J. Ag. et *S. undulata* J. Ag., TRELEASE, 1897; SCHMIDT, 1931). Par contre, en Méditerranée, où seul le *Schizymenia* était connu, en Espagne (*Nemastoma minor* J. Agardh, 1842), en Algérie (MONTAGNE, 1849-50), en Italie et en Sicile (ARDISSONE, 1883; FUNK, 1955; FURNARI et SCAMMACCA, 1970; CODOMIER et GIACCONE, 1972), je supposais que *L'Haematocelis* était probablement passé inaperçu ou qu'il avait été signalé sous un autre nom; cette lacune n'existe plus puisqu'il a été observé en Sicile (CORMACI et al., 1976; FURNARI et al., 1978; BATTIATO et PONTE, 1978) dans les mêmes localités que le *Schizymenia*. 2) Les frondes du *S. dubyi* de diverses provenances, récoltées dans la nature, émergent toujours de thalles rampants présentant de grandes analogies structurales avec *L'H. rubens* stérile; de plus, ces thalles encroûtants de types *Haematocelis* portant des frondes peuvent présenter, conjointement, des tétrasporocystes zonés, parfois répartis sur plusieurs couches superposées.

(2) Le nom de Nemastomeae [J. AGARDH, 1842] puis de Nemastomeae [J. AGARDH, 1851] a été repris par SCHMITZ quand il a délimité la famille des Némastomacées; comme la plupart des auteurs l'ont fait précédemment (KYLIN, 1932, 1956; FELDMANN, 1942; FRITSCH, 1945) c'est cette dénomination qui sera adoptée ici. Le nom de Gymnophleacae, préféré par PARKE et DIXON (1976), est celui qu'a proposé KÜTZING (1843).

Pourtant, les résultats antérieurs obtenus en culture par CODOMIER (1974) infirmaient cette hypothèse : à partir de carpospores du *S. dubyi* provenant de Biarritz, un thalle discoïde composé de plusieurs couches de cellules a donné naissance, après plusieurs mois, à la fronde foliacée. On pouvait donc penser, à la suite de tels résultats, qu'un tétrasporophyte n'intervenait pas dans le cycle de cette espèce.

Depuis, une étude originale d'un tout autre ordre, suscitée par l'hypothèse que j'avais émise, a apporté, au contraire, un nouveau support à celle-ci : l'acide pyrrolidine 2,5-dicarboxylique, métabolite particulier au *S. dubyi*, ainsi que l'ont montré IMPELLIZERI et al. (1975), se retrouve aussi en quantité notable chez *H. rubens* (SCIUTO et al., 1979). Ces auteurs ayant recherché, sans aucun résultat, cette même substance chez une cinquantaine d'autres espèces de Floridées (dont la Némastomacée, *Nemastoma dichotoma*) arrivent à cette conclusion que le *S. dubyi* et *H. rubens* sont extrêmement proches et appartiennent vraisemblablement à un seul et même cycle de développement, appuyant en ceci l'hypothèse de départ.

Ces données conflictuelles motivent la présente publication dans laquelle seront donnés les résultats de cultures, in vitro, entreprises à partir 1) de carpospores du *S. dubyi*, pour comparer leur devenir à celui observé par CODOMIER (1974) avec ce type de spores; 2) de tétraspores de *H. rubens*, pour déterminer s'il intervient dans le cycle du *S. dubyi*.

Au cours de cette étude, il est apparu par ailleurs que nos connaissances sur les organes reproducteurs et le développement du carposporophyte du *Schizymenia* sont fragmentaires; elles se résument en effet à ceci. Dans la définition du genre (KYLIN, 1956), il est seulement indiqué que le rameau carpogonial, les cellules auxiliaires et les gonimoblastes sont analogues à ceux du *Platoma* (SCHMITZ, 1897; KYLIN, 1956); chez le *P. cyclocolpa* (Mont.) Schmitz et le *P. bairdii* (Farl.) Kuck., le rameau carpogonial est tricellulaire (quoique KUCKUCK (1912) signale aussi des rameaux bicellulaires) mais, tandis que chez le *P. bairdii* le carpogone fécondé produit directement des filaments de jonction (KUCKUCK, loc. cit.), chez le *P. cyclocolpa* il fusionne d'abord avec une cellule auxiliaire stérile, voisine (*Nemastoma cervicomis* J. Ag., BERTHOLD, 1884). La description donnée par KYLIN du *S. pacifica* Kyl. (*Turnerella pacifica* Kylin, 1930) concerne essentiellement la formation des gonimoblastes à partir des cellules auxiliaires, et celles des spermatocystes originaires, sur les mêmes thalles, de cellules superficielles du cortex. Les observations, assez obscures, faites par OKAMURA (1933), puis par TOKIDA et MASAKI (1959) sont aussi à rapporter au *S. pacifica* (ABBOTT, 1967). Mes observations m'ont permis de confirmer et, sur certains points, de compléter celles de ces auteurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cultures ont été préparées : d'une part à partir des tétraspores provenant d'une croûte d'*H. rubens* récoltée à Hendaye, dans une station moyennement battue de l'horizon inférieur de l'étagé littoral, en octobre 1976; d'autre part

à partir de carpospores produites par un thalle fertile de *S. dubyi* recueilli à Biarritz en juin 1978, dans le même type de station. Les méthodes d'ensemencement et les conditions de cultures sont les mêmes que celles qui ont été précédemment décrites (ARDRÉ, 1978). Les cultures ont été entretenues dans de l'eau de mer artificielle (Wimex, H.W., Allemagne) à la concentration de 35g/l, enrichie par le milieu de von STOSCH (1964) modifié (cf. ABÉLARD, 1979). Les observations et les photographies ont été réalisées sur du matériel vivant, sauf mention particulière; celles des spécimens de la nature ont été faites après fixation au formol à 5%. La coloration au bleu d'aniline, selon la méthode de POLANSHEK et WEST (1975), a été parfois utilisée, en particulier pour l'observation de la structure des organes reproducteurs; la coloration au carmin acétique (AUSTIN, 1959) n'a pas donné de résultats satisfaisants.

RÉSULTATS

LE MATÉRIEL SAUVAGE

A. - *Haematocelis rubens*

La structure anatomique du thalle qui a servi de matériel parental a déjà été précisée (ARDRÉ, 1977, Pl. II, fig. 1 et 2). Il ne sera insisté ici que sur un caractère qui est la présence, dans toutes les cellules semble-t-il, d'une inclusion sphérique, apparemment non structurée (ARDRÉ, 1970, Pl. 9, fig. 3; 1977, Pl. II); ces inclusions ont été retrouvées par CORMACI et al. (1976) dans l'*H. rubens* fertile de Sicile. Un autre détail est la présence de filaments rhizoïdaux, observés aussi par CORMACI et al. (loc. cit., Pl. I, fig. 3), bien différents des rhizoïdes des *Peyssonnelia* (DENIZOT, 1968).

B. - *Schizymenia dubyi*

Un caractère de cette espèce, qui semble très important, est constitué par la présence de cellules glandulaires (dites aussi sécrétrices). Celles-ci, observées pour la première fois par SCHMITZ (1894), ont été décrites ensuite par KYLIN (1930) puis par CHEMIN (1930). Comme l'ont montré ces auteurs, et comme on peut le voir (Pl. 3, fig. 13 à 15), ces cellules, à paroi peu épaisse, sont ellipsoïdales plus ou moins régulières, leur grand axe perpendiculaire à la surface, leur apex, parfois atténué, affleurant généralement à la surface de la fronde. CHEMIN (loc. cit.) les a trouvées dans tous les thalles pouvant être rapportés avec certitude au type de CHAUVIN, et j'ai fait la même constatation dans les nombreux échantillons d'herbier ou formolés que j'ai examinés (Cherbourg, Brest, Roscoff, côte basque, Espagne-atlantique, Portugal, Açores, Tanger, Alger, Sicile). On pourrait donc conclure que ce caractère est constant si DIXON et IRVINE (1977) n'écrivaient «In the European species secretory cells are too infrequently seen for conclusions regarding identity to be drawn from their absence. . . In *Schizymenia* the presence of secretory cells is diagnostic although in the British Isles these are visible in only a minority of specimens». Je n'ai

pu disposer que de deux échantillons provenant de Grande-Bretagne («Newfoundland Pt., Scilly Is., 12/5/1956, coll. C.I. Dickinson, ex Herb. Kew», Herb. Feldmann; «Ile de Sark, Guernsey, 5/9/60», Herb. Feldmann): ils contiennent tous les deux, en abondance, les cellules sécrétrices typiques du *S. dubyi*.

Les thalles fertiles sont tous monoïques (KYLIN, 1932; DIXON et IRVINE, loc. cit.), ce qui m'avait échappé précédemment (ARDRÉ, 1977). Les spermatozostes, difficiles à discerner sur le matériel fixé, sont bien mis en évidence par la coloration au bleu d'aniline; ils naissent des cellules corticales superficielles et peuvent même se former à partir des ramifications de la cellule support du rameau carpogonial (Pl. 3, fig. 16 et 20).

Les organes femelles sont abondants (Pl. 1, fig. 3 et 4; Pl. 3, fig. 17, 18, 20, 24 et 25). Le rameau carpogonial, tricellulaire, se distingue facilement des cellules végétatives par la faible pigmentation du contenu de ses cellules. Il naît isolément sur la face externe d'une cellule de forme particulière qui peut être considérée comme la cellule support; elle appartient à la région interne du cortex, et porte aussi deux rameaux végétatifs bien développés. Le rameau carpogonial se trouve ainsi inséré dans la fourche que forment ces deux rameaux qui seront désignés par la suite comme rameaux frères du rameau carpogonial; la cellule support porte, en outre, un (rarement deux) autre petit rameau stérile réduit à une ou deux (rarement trois) cellules. Les cellules du rameau carpogonial sont placées sensiblement dans le prolongement l'une de l'autre; la première porte généralement une ramification réduite à une, rarement deux cellules; je n'en ai jamais observé sur la deuxième cellule du rameau; le carpogone se prolonge par un trichogyne de forme plus ou moins régulière. Les différentes étapes de la formation du rameau carpogonial ne permettent pas de discerner si la cellule support ou les cellules voisines du rameau carpogonial joueront un rôle particulier ultérieurement (Pl. 1, fig. 1 et 2; Pl. 3, fig. 19). Par contre, quand le rameau carpogonial est bien différencié, chacune des cellules basales des deux rameaux frères du rameau carpogonial, deviennent plus volumineuses et plus colorables par le bleu d'aniline. Comme KYLIN (1930) l'a déjà indiqué pour le *S. pacifica*, les cellules auxiliaires sont situées à l'écart des rameaux carpogoniaux, et sont encore plus nombreuses que ceux-ci (Pl. 3, fig. 26). Chacune d'elles occupe la même situation que la cellule support du rameau carpogonial; difficiles à distinguer dans les thalles ne comportant que peu ou pas de gonimoblastes, elles ont cependant une forme particulière et, dans les thalles plus âgés, deviennent très colorables au bleu d'aniline; de plus, les rameaux qu'elles portent sont généralement constitués de cellules de formes plus irrégulières que celles des rameaux corticaux indépendants des cellules auxiliaires.

N'ayant pas observé de spermatis fixées aux trichogynes, je ne peux dire si la fécondation a réellement lieu. Mais j'ai pu voir différentes étapes qui permettent de reconstituer le développement du carposporophyte (Pl. 1, fig. 5 et 6; Pl. 2, fig. 12; Pl. 3, fig. 21). Au cours de celui-ci, les trois cellules du rameau carpogonial et la cellule support de ce dernier restent distinctes. Par contre, le carpogone fusionne avec la cellule basale d'un des rameaux frères définis

plus haut; il y a bien fusion, et non connection par synapse secondaire car il n'a jamais été possible d'en observer à ce niveau; toutefois, cette fusion n'entraîne pas la disparition totale de la paroi du carpogone car la forme de celui-ci demeure reconnaissable et le trichogyne subsiste longtemps encore avant de dégénérer. La cellule de base du rameau frère symétrique, elle aussi fusionne avec le carpogone, et cette fois par l'intermédiaire d'une synapse secondaire qu'il est toujours possible d'observer. A ce stade, l'ensemble - cellule support + rameau carpogonial + cellules de fusion - est entouré d'une paroi hyaline, épaisse et stratifiée. C'est à partir de ces deux cellules que naissent alors des filaments de jonction; ils s'allongent, se segmentent, se ramifient, s'insinuant entre les cellules végétatives vers les cellules auxiliaires. Ces filaments de jonction peuvent être distingués des filaments de nature végétative qui sont abondants dans la zone médullaire, non seulement par leur origine, mais aussi par d'autres caractères tels que leur faible diamètre et l'absence complète de plastes. Lorsque le filament de jonction centripète parvient au contact de la cellule auxiliaire, la connection entre les deux s'établit sur la face interne de celle-ci; le filament centrifuge qui se forme ensuite naît à peu de distance du filament centripète, chaque filament connecteur étant relié à la cellule auxiliaire par une synapse de petite taille (Pl. 2, fig. 7). La première cellule du gonimoblaste se découpe à partir de la face supérieure de la cellule auxiliaire puis, par divisions successives, constitue les filaments ramifiés du gonimoblaste; le disque synaptique qui relie la cellule auxiliaire à la cellule mère du gonimoblaste est particulièrement large et prend fortement la coloration au bleu d'aniline (Pl. 2, fig. 8 à 11; Pl. 3, fig. 22, 23 et 27). Il semble que chaque cellule du gonimoblaste donne naissance à un carposporocyste, les plus âgés, souvent détachés lors des coupes et des colorations, étant situés à l'extrémité des filaments du gonimoblaste. Il est probable, bien que je n'ai pu le suivre avec certitude, qu'un même filament de jonction puisse s'unir successivement avec plusieurs cellules auxiliaires.

DÉVELOPPEMENT DES CARPOSPORES DU *SCHIZYMENTIA DUBYI*

Les carpospores, sphériques après leur libération, ont un diamètre de l'ordre de 25 à 30µm (Pl. 4, fig. 28). Les premiers stades du développement sont identiques à ceux déjà décrits par CHEMIN (1937). Les petits disques qui résultent de ces premiers cloisonnements produisent souvent, et parfois à un stade précoce, un à plusieurs filaments non rampants qui, s'ils arrivent au contact du substrat, forment d'autres thalles rampants, ceci pouvant avoir lieu plusieurs fois. Ces filaments, pour la plupart flottants, sont abondamment ramifiés et constitués de cellules allongées entre lesquelles sont intercalées, de façon irrégulière, des cellules courtes (Pl. 4, fig. 29 et 30); parfois ils donnent naissance à de petits massifs cellulaires, flottants eux-aussi, qui évoluent peu. Une seule carpospore peut ainsi donner naissance à de nombreux thalles discoïdes ou massifs. Au bout de deux mois les thalles discoïdes atteignent 100 à 150µm de diamètre. Quoique peu épais ils sont pluristromatiques, sauf à la marge qui assure leur extension horizontale. A l'âge de 20 mois, les plus grands atteignent 8 à 10mm de diamètre; aucun n'a encore formé de tétrasporocystes ni bourgeonné de

frondes dressées (Pl. 4, fig. 31 à 36; Pl. 5, fig. 37 et 38).

La strate basale, ou hypothalle, est formée de cellules allongées, rayonnant vers la marge; elle est souvent partiellement décollée du substrat et forme alors des filaments rhizoïdaux longs et ramifiés; ceux-ci s'organisent parfois en pseudo-disque plus ou moins étendus, mais toujours distincts les uns des autres et de la strate basale à laquelle ils s'appliquent étroitement; ces pseudo-disques ne peuvent être confondus avec un périthalle inférieur, comme celui d'un *Polystratu* par exemple (DENIZOT, 1968). Ces rhizoïdes, fréquemment abondants, masquent les files hypothalliennes et constituent une grande gêne pour l'obtention de coupes convenablement orientées. Il a été toutefois possible d'observer que les cellules marginales, par cloisonnements légèrement obliques, sont à l'origine des files hypothalliennes; celles-ci portent des filaments ramifiés dressés périthalliens, fortement coalescents; contrairement à un avis précédent (CODOMIER, 1974; ARDRÉ, 1977), il existe des fusions latérales ou des synapses secondaires entre les cellules des filaments adjacents du périthalle; elles semblent rares (Pl. 4, fig. 33). Les globules réfringents n'ont été que rarement observés (Pl. 4, fig. 36); l'abondance des grains d'amidon qui masquent le contenu cellulaire n'a pas permis de vérifier s'ils existent dans chaque cellule.

DÉVELOPPEMENT DES TÉTRASPORES DE *L'HAEMATOCELIS RUBENS*

Les tétraspores (Pl. 5, fig. 39), sphériques après leur émission, ont un diamètre de 18 à 20 μm (Pl. 5, fig. 40). Elles se cloisonnent et le mode de développement des plantules suit un déroulement identique à celles qui sont issues des carpospores (Pl. 5, fig. 41 à 45). Là encore, une seule spore peut donner naissance à de nombreux thalles discoïdes ou massifs, reliés entre eux par des filaments; ces derniers sont fragiles et souvent rompus au cours des manipulations. Au bout de quatre mois, les disques atteignent jusqu'à 150 μm de diamètre. Ce n'est qu'un an après le début des cultures que se sont manifestés, aussi bien sur les thalles rampants de toutes tailles que sur les petits massifs flottants, les premiers bourgeonnements des frondes dressées (Pl. 5, fig. 46 et 51; Pl. 6, fig. 52). Ces frondes atteignent 6 à 8 mm au bout de 26 mois et ont peu évolué par la suite, tandis que de nouvelles frondes apparaissent sur les thalles massifs ou à la marge des disques qui continuent à croître (Pl. 5, fig. 47 à 50).

Les disques issus de tétraspores (Pl. 5, fig. 51; Pl. 6, fig. 53 à 57; Pl. 7, fig. 60 et 61) présentent une structure de même type que celle des disques issus des carpospores. Les filaments rhizoïdaux, s'ils peuvent encore constituer à la face inférieure de l'hypothalle de petits massifs accessoires (Pl. 7, fig. 61), sont le plus souvent rares et peu développés. Ainsi que cela apparaît sur une coupe radiale du thalle (Pl. 6, fig. 53, 55 et 57), chaque cellule de l'hypothalle porte deux files périthalliennes, l'antérieure étant seule développée, et la postérieure réduite à une seule cellule; cette dernière peut fusionner avec la cellule de base de la file périthallienne antérieure portée par la cellule hypothallienne plus âgée; d'autres rares fusions entre cellules adjacentes du périthalle ont été notées. Les globules réfringents n'ont été que rarement observés.

La naissance des frondes dressées a pu au moins partiellement être suivie. Les ébauches en sont très tôt discernables sur des coupes normales à la surface du thalle (discoïde ou massif). Dès leur plus jeune âge, la paroi squelettique superficielle qui les coiffe devient moins apparente et semble se gélifier, et le faisceau de filaments périthalliens qui en est à l'origine présente, dans la zone apicale de ceux-ci, des cellules courtes séparées par des cloisons perpendiculaires puis de plus en plus obliques au fur et à mesure que l'ébauche s'accroît (Pl. 6, fig. 52). A un stade plus âgé (Pl. 6, fig. 54 et 56), on peut constater que, dans chacun des filaments périthalliens concernés, la cellule apicale a fonctionné comme initiale d'un des axes de la fronde et de ses ramifications latérales; par un cloisonnement oblique, elle produit un article sous-jacent qui, se cloisonnant à son tour selon un plan sensiblement perpendiculaire au précédent, donne une cellule latérale externe (c'est-à-dire abaxiale par rapport à l'axe de symétrie de la fronde) et un segment axial; la série des segments axiaux successifs ainsi formés constitue un filament axial, tandis que les cellules latérales abaxiales sont à l'origine des ramifications latérales.

Les cellules sécrétrices sont évidentes dans les jeunes thalles, avec une densité comparable à celle observée chez les thalles sauvages (Pl. 6, fig. 58; Pl. 7, fig. 62).

DISCUSSION

LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Les résultats ci-dessus montrent bien que les tétrasporocystes de l'*Haematocelis rubens* produisent des thalles encroûtants d'où naissent des frondes dressées, l'ensemble étant identifiable aux individus du *Schizymeria dubyi* récoltés dans la nature. D'autre part, ils montrent aussi que les carpospores du *S. dubyi* produisent des thalles encroûtants, dépourvus de parties dressées et identifiables, par leur constitution anatomique, aux thalles d'*H. rubens* récoltés dans la nature; ce dernier fait sera ici considéré comme acquis, en dépit du fait que les tétrasporophytes obtenus ne sont pas parvenus à former des tétrasporocystes; les conditions de culture, identiques pour les deux types de spores, inhibent peut-être leur production qui, dans la nature, semble initiée en jours relativement courts.

Devant ces seuls résultats, il semble cependant prématuré de pouvoir affirmer que le cycle du *S. dubyi* est trigénétique hétéromorphe et diplo-haplophasique. On peut, en effet, soulever plusieurs objections contre cette assertion. 1) Je n'ai pu apporter aucune donnée relative au cycle nucléaire; bien que dans le thalle générateur des carpospores mises en culture, j'ai observé plusieurs cas de fusion et de connection du carpogone avec les deux cellules basales des rameaux frères, la formation des filaments connecteurs, leur jonction avec les cellules auxiliaires qui produisent les carposporocystes, je ne peux affirmer qu'une fécondation a eu lieu; de même, lors de la formation des tétraspores dans le thalle d'*Haematocelis* parental, les très faibles dimensions des noyaux ne m'ont pas permis de discerner s'il y avait ou non méiose; on ne peut dire si la différence

sensible de taille entre les deux types de spores, les carpospores étant plus volumineuses que les tétraspores, est significative; 2) Les résultats obtenus en culture par CODOMIER (loc. cit.) à partir des carpospores du *Schizymania* montrent qu'un cycle, sans intervention de tétrasporophyte, est aussi possible. 3) Les thalles rampants d'où naissent des frondes du *Schizymania* peuvent, dans la nature, présenter conjointement des tétrasporocystes, parfois répartis sur plusieurs zones superposées.

On en est donc réduit à comparer le cas du *S. dubyi* avec celui d'autres espèces déjà étudiées et, en raisonnant par analogies, à proposer les hypothèses possibles relatives à cette espèce.

1) Le cycle fondamental du *S. dubyi* serait, comme celui de l'*Halarachnion ligulatum* (BOILLOT, loc. cit.), trigénétique hétéromorphe et haplodiplophasique, comportant gamie et méiose. Ce type de cycle pourrait se rencontrer dans certaines populations de la côte basque et du Portugal, par exemple, où les *H. rubens* présentent fréquemment des tétrasporocystes.

2) A côté de ce type classique pourrait exister un cycle digénétique, correspondant à celui obtenu par CODOMIER, et qui aurait pu s'établir de deux façons. a) Selon une première hypothèse, la méiose interviendrait non pas dans des tétrasporocystes, mais dans une cellule apicale des filaments périthalliciens, aboutissant à la formation du thalle dressé; ceci correspondrait au type de cycle du *Lemanea* démontré par MAGNE (1967, 1972). Cette hypothèse, proposée par DIXON et al. (1972; DIXON, 1973) pour le *Pikea californica* (CHIHARA, 1972) et le *Gloiosiphonia capillaris* (EDELSTEIN et al., 1971), ainsi que par MAYHOUB (1973) pour le *Calosiphonia vermicularis*, afin d'expliquer le fait que les carpospores de ces espèces peuvent parfois donner naissance à de nouveaux gamétophytes, n'est pas acceptable, en ce qui concerne le *S. dubyi* puisque, ainsi que cela a déjà été montré par CODOMIER (loc. cit.) et au cours de ce présent travail, les frondes dressées du *S. dubyi* se forment à partir d'un grand nombre de filaments et non d'un seul. b) Selon une seconde hypothèse, on pourrait penser que, par suppression de la gamie, il y aurait succession de générations gamétophytiques et carposporophytiques, sans intervention de tétrasporophyte et sans changement du niveau de ploïdie. C'est l'hypothèse qui a été généralement admise pour expliquer la production de nouveaux gamétophytes à partir de carpospores, dans certaines populations de *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus* comme *G. stellata* (CHEN et al., 1974; WEST et POLANSHEK, 1975; RUENESS, 1978; DION et DELÉPINE, 1979), *G. papillata* (KIM, 1976; POLANSHEK et WEST, 1977; AVILA, 1978), *G. agardhii* (= *G. jardinii* J. Ag., WEST et al., 1978), ou dans certaines populations de *Gymnogongrus* à gonimoblastes comme le *G. leptophyllus* (DECEW et WEST, 1977), *G. devoniensis* (ARDRÉ, 1978). Un tel cycle pourrait intervenir en certaines régions où les *Haematocelis* porteurs de tétrasporocystes sont rares ou n'ont même jamais été rencontrés, comme à Roscoff par exemple (FELDMANN, 1954). Dans une même localité, et cela semble être le cas à Biarritz, le cycle classique et le cycle digénétique pourraient se manifester, de la même manière que chez le *Gigartina stellata* (WEST et POLANSHEK, 1975; DION et DELÉPINE, 1979), le *G. papillata* (POLANSHEK et WEST, 1977) et le *G.*

jardinii (WEST et al., 1978). Cependant, les espèces de *Gigartina* chez lesquelles ces anomalies de la sexualité ont été présumées sont dioïques, contrairement au *Schizymenia* qui est monoïque; il faudrait alors supposer que chez cette espèce, il n'y aurait pas toujours synchronisme dans la maturation des spermatocystes et des carposporocystes, ou bien que les spermaties ne sont pas toujours fonctionnelles, ou bien encore que, comme l'hypothèse en a été émise pour certains thalles du *G. papillata* (WEST et POLANSHEK, 1975 b; POLANSHEK et WEST, 1977), du *G. jardinii* (WEST et al., loc. cit.) et du *G. stellata* (DION et DELÉPINE, 1979), certaines lignées sont apogamiques. Quant au niveau de ploïdie de ce cycle digénétique, en l'absence de toute étude caryologique, les données biochimiques fournies chez les Gigartinacées par le fractionnement des carragheénanes en K-carragheénanes dans les gamétophytes, et en λ -carragheénanes dans les tétrasporophytes (CHEN et al., 1973; PICKMERE et al., 1973), ont conduit CHEN et al. (1974) ainsi que WEST et al. (1978) à considérer les gamétophytes apogamiques riches en K-carragheénanes, comme haploïdes. DION et DELÉPINE (1979), en s'appuyant, à la suite de FELDMANN (1972), sur l'exemple du mutant haploïde du *Derbesia marina* qui présente la morphologie de la génération diploïde (KORNMAN, 1970), ainsi que sur celui d'individus de l'*Acrothrix pacifica* qui, haploïdes ou diploïdes, conservent la morphologie classique du sporophyte (AJISAKA, 1979) estiment, avec justesse, que « si une telle indépendance existe entre l'expression phénotypique de la forme du thalle et la phase nucléaire, il peut en être de même pour l'expression phénotypique du chimisme des parois ». De plus, dans leurs recherches sur les constituants des parois d'algues vertes siphonées, HUIZING et al. (1979) montrent que le changement de niveau de la ploïdie ne serait pas responsable du changement de la morphologie et de la composition des parois durant la transition gamétophyte-sporophyte. Ainsi, les seuls données biochimiques, quand elles existent, ne permettent pas de déterminer avec certitude le niveau de ploïdie des générations morphologiques.

3) Le problème posé par les thalles sauvages d'*Haematocelis* qui présentent des tétrasporocystes et, sur-jacents à ceux-ci, des frondes dressées gamétophytiques, n'est pas spécial à cette seule espèce. D'autres exemples, aussi énigmatiques, ont été déjà signalés : celui, célèbre, du *Platoma bairdii* dont les pousses sexuées femelles avec cystocarpes accompagnées parfois de tétrasporocystes peuvent émerger de thalles rampants tétrasporophytiques (KUCKUCK, 1912); celui de l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries qui, en culture, alterne avec le tétrasporophyte *Porphyrodiscus simulans* (CHEN, 1977), mais dont les frondes, dans la nature, peuvent naître de croûtes porteuses de tétrasporocystes identifiées au *P. simulans* (FARNHAM et FLETCHER, 1976); enfin celui, plus récent, du *Chaetangium fastigiatum* (Bory) J. Ag. dont les croûtes tétrasporophytiques sont parfois étroitement associées à des bases de pousses dressées gamétophytiques (DELÉPINE et al., 1979). Les hypothèses que l'on peut proposer pour tenter d'élucider les causes de ces anomalies sont incertaines. a) Comme DIXON et al. (1972; DIXON, 1973) l'ont fait à propos du *Platoma bairdii*, puis FARNHAM et FLETCHER (1976) à propos de l'*Ahnfeltia*, on pourrait présumer que deux processus interviennent côte à côte : méiose dans des tétrasporocystes et, par analogie avec le cas du *Lemanea* (MAGNE, 1967, 1972), méiose dans une

cellule apicale des filaments dressés du thalle rampant. Cette hypothèse paraît peu vraisemblable, en particulier pour ces algues multiaxiales. b) Le cycle serait entièrement apomictique mais il pourrait y avoir une alternance morphologique des générations gamétophytique-sporophytique, ce qui implique que les noyaux de chaque génération morphologique seraient totipotent. Cette hypothèse, quoique problématique, proposée par CHEN et al. (1974) pour expliquer certains des résultats obtenus par WEST et POLANSHEK (1972), serait susceptible de ne plus rendre contradictoires les diverses potentialités qui semblent parfois se manifester chez ces espèces. d) La production conjointe, sur un même thalle, de gamétocystes et tétrasporocystes, est un phénomène connu depuis longtemps chez de nombreuses espèces de Rhodophycées. A la liste de KNIEP (1928), revue et augmentée par KNAGGS (1969), s'ajoutent des exemples plus récents (cf. VAN DER MEER et TODD, 1977). Par des méthodes génétiques pratiquées sur un *Gracilaria* sp., VAN DER MEER et TODD (loc. cit.) ont porté une vision nouvelle sur ce vieux problème posé par les phases mixtes: . . . «since diploid plants of *Gracilaria* sp. are normally tetrasporophytes, the observation that diploid tissue homozygous for mating type becomes gametophytic indicates that heterozygosity for mating type, rather than the diploid state, triggers development of the tetrasporophytic phase». Ainsi, le tétrasporophyte diploïde du *Gracilaria* sp. peut produire des gamétocystes dans des portions du thalle devenues, par recombinaison mitotique, homozygotes pour le type de compatibilité. Il semble à ces auteurs extrêmement probable que, tout en ne pouvant expliquer tous les cas répertoriés, le mécanisme des recombinaisons mitotiques puisse être à l'origine des phases mixtes de nombreuses espèces (cf. VAN DER MEER et TODD, loc. cit.). Les anomalies rencontrées dans les thalles sauvages de l'*Ahnfeltia*, du *Schizymenia* et du *Chaetangium*, ne me paraissent différer essentiellement de celles observées chez les autres espèces que par le fait qu'elles concernent des espèces dont le cycle est hétéromorphe; il se pourrait que la production des frondes gamétophytiques soit la conséquence de recombinaisons mitotiques intervenues dans le tétrasporophyte en croissant. En l'absence de toutes données caryologique et génétique, on doit toutefois considérer comme conjecturale cette hypothèse pourtant séduisante. Quant au *Platoma bairdii*, il est préférable actuellement de ne pas proposer d'explication, même hypothétique, du phénomène de «prosporie» décrit par KUCKUCK (1912); l'existence d'un cycle hétéromorphe n'est en effet pas démontré et reste très incertain chez cette espèce puisque ROSENVINGE (1917), et KORNMAN et SAHLING (1977) ont observé des tétrasporocystes dans des frondes semblables aux frondes gamétophytiques et parfaitement distinctes de celles-ci.

REMARQUES SYSTÉMATIQUES

A. - Le genre *Schizymenia*.

Si les résultats exposés ci-dessus sont encore incomplets, il paraît toutefois logique d'admettre que le *S. dubyi*, type du genre, présente un cycle fondamental trigénétique hétéromorphe et probablement haplodiplophasique. L'existence

chez cette espèce d'un tétrasporophyte encroûtant, différent par cela même du gamétophyte aux frondes dressées très développées, s'accorde bien avec la conception, qu'avaient KYLIN et la plupart des auteurs, du genre *Schizymenia* dépourvu de tétrasporophyte. On peut maintenant supposer que si les autres espèces du genre ne présentent pas de frondes dressées tétrasporophytiques, c'est parce que le tétrasporophyte correspondant est constitué par une croûte de type *Haematocelis* qu'il convient de rechercher. Ainsi, très vraisemblablement seraient dans ce cas le *S. pacifica* KYLIN qui, dans le Pacifique (Mexique et Californie) (KYLIN, 1930, 1932; DAWSON, 1961) coexiste avec l'*Haematocelis rubens* (DAWSON, 1953) et *PH. zonalis* (DAWSON et NEUSHUL, 1966), ainsi que le *S. obovata* J. Ag. qui, à Tristan da Cunha, est accompagné de l'*Haematocelis* (?) *epiphytica* Baardseth (BAARSETH, 1941).

La question ne pourrait cependant pas être aussi simple. Certains auteurs ont en effet signalé la présence de tétrasporocystes dans des frondes dressées rapportées à des espèces de *Schizymenia*. On peut citer à ce propos (et sans même évoquer le *S. epiphytica* (Setch. et Lawson) Smith et Hollenberg (1943) dont l'appartenance au g. *Schizymenia* est très problématique (KYLIN, 1956)) le *S. dawsonii* Abott (1967) et le *S. borealis* Abott (1967), ainsi que le *S. pacifica* lui-même, selon OKAMURA (1933, sous le nom de *S. dubyi*) et SMITH (1944), ces deux dernières observations n'ayant d'ailleurs pas été prises en compte par KYLIN. ABBOTT (1967) précise même que, chez le *S. pacifica*, les tétrasporophytes sont aussi communs que les gamétophytes.

On serait donc amené à penser, à la suite de ces informations, que plusieurs types de cycles peuvent se rencontrer non seulement au sein du g. *Schizymenia*, mais aussi au sein d'une seule espèce, le *S. pacifica*. Cependant, on doit remarquer que, dans les différents cas qui viennent d'être cités, les tétrasporocystes sont toujours de type crucié, donc très différents de ceux du *S. dubyi* qui, portés par l'*H. rubens*, sont de type zoné. Dès lors, on peut douter de l'appartenance au g. *Schizymenia* de ces espèces, ou tout au moins des frondes tétrasporophytiques qui leur sont rapportées.

B. - La famille des Némastomacées.

La famille des Némastomacées, à laquelle appartient le g. *Schizymenia*, comprenait, lors de sa délimitation par SCHMITZ (1889, 1897) à la fois des algues uni- et multiaxiales. KYLIN (1932), lors de sa mise au point de la définition des Gigartinales, exclut, de la famille des Némastomacées, les algues dont la fronde présente une structure uniaxiale (qui deviennent les Calosiphoniacées) et celles multiaxiales, dont le gonimoblaste se développe vers l'intérieur du thalle (qu'il regroupe dans la famille des Furcellariacées). Dès lors, la f. des Némastomacées ne comprend plus que des algues multiaxiales caractérisées, d'une part par un gonimoblaste croissant à partir des cellules auxiliaires vers l'extérieur du thalle, et non entouré de filaments involucreux, d'autre part par des tétrasporocystes à division cruciée; elle groupe les genres *Nemastoma*, *Platoma*, *Schizymenia*, auxquels est ajouté (KYLIN, 1956), comme l'avait proposé FELDMANN (1942), le g. *Titanophora* Feldmann.

Étant donné que chez le *S. dubyi*, type du genre, les tétrasporocystes sont

zonés, ce genre devrait logiquement être exclu des Némastomacées. Cependant, avant d'arriver à cette solution, il est nécessaire de faire les remarques suivantes.

La première a trait aux tétrasporocystes qui, par définition, sont de type crucié dans la famille. C'est effectivement des tétrasporocystes de ce type qui ont été observés (bien que rarement, à ma connaissance) dans les autres genres : chez le *Platoma bairdii* (*Nemastoma* (?) *Bairdii* Farlow, 1875; KUCKUCK, 1912; ROSENVINGE, 1917; KORNMANN et SAHLING, 1977), les *Nemastoma laciniata* J. Agardh (1876; KYLIN, 1932), *N. laingii* Kylin (1932), *N. pulchra* Baardseth (1941), *N. lancifolia* Okamura (1933), *N. nakamurae* Yendo (OKAMURA, 1929-32; UMEZAKI, 1974). Il faut pourtant remarquer que les tétrasporocystes des espèces-types de chacun de ces genres, c'est-à-dire *Platoma cyclocolpa* (Mont.) Schmitz (*Halymenia cyclocolpa* Montagne, 1840) *Nemastoma dichotoma* J. Agardh (1842) et *Titanophora pikeana* (Dickie) Feld. (*Galaxaura pikeana* Dickie, 1874), nous sont encore inconnus. Dès lors, il n'est pas du tout prouvé, d'une part que les genres considérés présentent des tétrasporocystes cruciés, d'autre part que les espèces qu'on leur rapporte actuellement leur appartiennent bien.

La seconde remarque concerne la présence de cellules sécrétrices. Ainsi que l'a montré J. FELDMANN (1942), celles-ci peuvent constituer un caractère distinctif facile à observer. Selon cet auteur, elles feraient défaut chez tous les *Platoma*, mais existeraient chez les vrais *Nemastoma*. A l'appui de cette idée, il cite KYLIN (1932) signalant leur présence chez le *N. dumontioïdes* J. Ag. alors qu'il n'en a trouvé dans aucune autre espèce de *Nemastoma*, BÜRGESEN (1929) qui les a observées et figurées chez le *N. canariensis* J. Ag., et enfin ses propres observations, positives, «chez diverses formes de *Nemastoma méditerranéens* que l'on confond peut-être à tort sous le nom de *Nemastoma dichotoma* J. Ag.» (cf. aussi FELDMANN, 1941). KYLIN (1956) a lui aussi utilisé ce caractère dans sa clé de détermination des g. de Némastomacées, mais sans suivre les idées de FELDMANN. En effet, dans cette clé, après avoir séparé le g. *Titanophora* au thalle incrusté de calcaire (et pourvu de cellules sécrétrices immergées dans le cortex), il distingue le g. *Schizymenia* des g. *Nemastoma* et *Platoma* par la présence de cellules sécrétrices dans le premier, et leur absence dans les deux autres. Ce fait est d'autant plus curieux que SCHMITZ (1894, 1897), qui est le premier à avoir signalé les cellules sécrétrices du *Schizymenia*, mentionne également leur présence chez les *Nemastoma* (*N. dichotoma* - que J. AGARDH représente d'ailleurs en 1879 - et *N. canariensis*), mais aussi chez le *Platoma* en citant les observations de BERTHOLD (1884, sous le nom de *Nemastoma cervicornis*). Ainsi KYLIN s'est trouvé en contradiction non seulement avec les observations de SCHMITZ, mais également avec celles de FELDMANN.

Ceci m'a engagé à étudier les espèces-types des deux genres *Nemastoma* et *Platoma*, en fonction des échantillons disponibles dans les herbiers du Muséum.

Tous les thalles de *N. dichotoma* observés («*Nemastoma dichotoma* J. Ag. Trieste, Communicat. ex Herbario J. G. Agardh», Herb. Gén.; «*Nemastoma dichotoma* J. Ag., Banyuls s/Mer, 9/1927», leg. Feldmann, Herb. Feldmann; *Idem* «Banyuls, dragué au cap Béar, 25/6/1937, leg. G. Mazoyer», Herb. J.

Feldmann; *Idem* «Cap Ferrat, 40 m, 18/8/1938, leg. J. et G. Feldmann», Herb. Feldmann) comportent de nombreuses cellules sécrétrices réfringentes qui résistent bien à la réhumectation et à la coloration au bleu d'aniline; volumineuses, sphériques ou ovoïdes vues de profil, à paroi épaisse et stratifiée, elles affleurent à la surface du thalle (Pl. 7, fig. 64, 68 et 69). Il ne semble pas qu'il y ait lieu de considérer ces différents thalles comme appartenant à plusieurs espèces.

Les thalles du *Platoma cyclocolpa* («*Halymenia multifida* Montag., *Platoma* Schousb., *Halymenia cyclocolpa*, voir l'herb. de M. Webb, Canaries, Tenerife», Type, Herb. Montagne; «*Halymenia cyclocolpa* Mont., Tanger, Schousboe», Herb. Montagne; «*Halymenia cyclocolpa* Mont., leg. Roussel, 1836, Alger», Herb. Montagne; «*Nemastoma cyclocolpa* Zanard., *Platoma multifida*, Tanger, 7/1826, ex Herb. Schousboe», Herb. Gén.; *Idem* «Tanger, 8/1826, ex Herb. Schousboe», Herb. Gén.; «*Platoma multifida* sp. nov., regioni tingitano, 7/1827, ex Herb. Schousboe», Herb. Thuret; «*Nemastoma cyclocolpa* Zanard., Tanger, 7/1827, ex Herb. Schousboe», Herb. Thuret) présentent tous, eux aussi, des cellules sécrétrices réfringentes, plus ou moins volumineuses, à paroi épaisse, mais difficilement discernables en surface (Pl. 7, fig. 63); en forme de poire ou ovoïdes vues de profil, elles sont localisées dans la couche profonde du cortex, à la limite de la moelle filamenteuse, et totalement recouvertes par les ramifications constituant le cortex; elles se sont relativement mal réhumectées, ou ont souvent éclaté, libérant leur contenu; malgré les difficultés d'observation, il semble que ces cellules sont intercalaires (Pl. 7, fig. 65 à 67).

Ces constatations confirment celles de BERTHOLD, de SCHMITZ et, en partie, de FELDMANN. Elles permettent maintenant d'affirmer la présence de cellules sécrétrices, de forme et de localisation particulières, dans les deux genres *Nemastoma* et *Platoma*, et, en conséquence, de rejeter de ces genres toutes les espèces dépourvues des cellules sécrétrices spéciales à chacun des deux genres.

Devant les nombreuses incertitudes qui obscurcissent la compréhension des genres groupés dans la f. des Némastomacées, il serait souhaitable d'étudier à nouveau les espèces qui ont été rapportées à ceux-ci tant du point de vue de la structure de l'appareil végétatif, du rameau carpogonial et du mode de développement du carposporophyte, que du type de cycle qu'elles présentent.

Étant donné que la définition de la f. des Némastomacées donnée par KYLIN est fondée en partie, comme on l'a vu, sur des caractères incertains, il me paraît pour le moment prématuré de discuter du bien fondé de cette famille, de l'adjonction à celle-ci du g. *Predaea* (FELDMANN, 1942; KRAFT et ABBOTT, 1971; KRAFT et JOHN, 1976; NORRIS et BUCHER, 1977) et du g. *Adelophyton* (KRAFT, 1975), ainsi que des rapports qu'elle peut avoir avec d'autres familles.

REMERCIEMENTS

J'exprime toute ma gratitude au Professeur P. BOURRELLY pour l'aide qu'il m'a apportée dans la traduction de textes allemands, au Professeur F. MAGNE pour des remarques et des suggestions au cours de la rédaction, à Monsieur le Directeur A. PERCIER pour l'accueil qu'il m'a réservé au Centre d'Etude et de Recherche Scientifiques de Biarritz, et à Madame M. DUMONT pour sa contribution à l'illustration photographique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBOTT, I.A., 1967 — Studies in the foliose red algae of the Pacific coast. II, *Schizymenia*. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 66 : 161-174.
- ABÉLARD, C., 1979 — Influence de divers milieux sur la croissance du thalle d'*Apoglossum ruscifolium* (Turner) J. Agardh (Rhodophycées, Cérariales). *Rev. Algol.* 14: 343-357
- AGARDH, J.G., 1842 — Algae maris Mediterranei et Adriatici. *Parvils* : X + 164 p.
- AGARDH, J.G., 1876 — Species, genera et ordines algarum, III, *Epicris systematis Floridearum*. (Lund) Leipzig : 724 p.
- AGARDH, J.G., 1879 — Florideernas morfologi. *Vet. Akad. Handl.* 15 : 199 p.
- AJISAKA, T., 1979 — The life History of *Acrothrix pacifica* Okamura et Yamada (Phaeophyta, Chordariales) in culture. *Jap. J. Phycol.* (Sôrui) 27: 75-81.
- ARDISSONE, F., 1883 — Phycologia mediterranea. *Mem. Soc. Critt. Italiana* 1 : 516 p.
- ARDRÉ, F., 1957 — Florule hivernale de la Ria de Vigo. *Rev. Algol.* 3 : 135-146.
- ARDRÉ, F., 1961 — Algues marines rares ou nouvelles pour la côte basque française. *Bull. C.E.R.S. Biarritz* 3 : 495-504.
- ARDRÉ, F., 1970 — Contribution à l'étude des algues marines du Portugal, I. La flore *Portugaliae acta biologica* (B) 10: 137-560.
- ARDRÉ, F., 1977 — Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh (Némastomacée, Gigartinale). *Rev. Algol.*, 12: 73-86.
- ARDRÉ, F., 1978 — Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag. et du *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (Gigartinales, Phyllophoracées) en culture. *Rev. Algol.* 13: 151-176.
- AUSTIN, A.P., 1959 — Iron-alum aceto carmine staining for chromosomes and other anatomical features of Rhodophyceae. *Stain Techn.* 34: 69-75.
- AVILA, L.M., 1978 — Presencia de fase crustosa en el ciclo de *Gigartina papillata* de Bahía de Concepcion. *Ie Sympos algas marinas, Chile, Santiago*, 21-24/11/78; Abstract.
- BAARDSETH, E., 1941 — The marine algae of Tristan da Cunha, Norwegian Sc. exped. to Tristan da Cunha 1937-38. *Oslo* 9: 173 p.
- BATTERS, E.A.L., 1889 — A list of the marine algae of Berwick on Tweed. *Proc. Berwick nat. Club.* 12 : 221-392.
- BATTERS, E.A.L., 1902 — A catalogue of the British marine algae. *J. Bot.* 40, Suppl.: 107 p.
- BATTIATO, A. & PONTE, A., 1978 — Osservazioni preliminari sulla flora algale di Pozzillo (Sicilia orientale). *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat. Catania* 13: 71-80.
- BERTHOLD, G., 1884 — Die Cryptonemiaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XII. Monogr., Leipzig : 1-27.
- BOILLOF, A., 1965 — Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützling (Gigartinales, Furcellariacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 261: 4191-4193.

- BOILLOT, A., 1972 - Le cycle de *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Rhodophycée, Gigartinales). *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 275-291.
- BORGESSEN, F., 1929 - Marine algae from the Canary Islands. III Rhodophyceae, part II, Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. *Dansk Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.* 8 (1): 1-97.
- BORNET, E., 1892 - Les algues de P.K.A. SCHOUSBOE récoltées au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Mém. Soc. sci. nat. et math. de Cherbourg* 28: 165-376.
- BOUXIN, H. & DIZERBO, A.H., 1971 - Les algues de l'archipel des Glénan (Finistère). *Bot. Rhodonica A*, 10: 199-226.
- CANDIA, A.I. & KIM, D.H., 1977 - Resultados preliminares de los estudios de ciclo de vida de *Gymnogongrus furcellatus* (C. Ag.) J. Ag. (Phylloporaceae, Gigartinales). *Gayana* 5: 77-78.
- CHEMIN, E., 1930 - Les cellules glandulaires dans les genres *Schizymania* et *Turnerella*. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 77: 642-653.
- CHEMIN, E., 1937 - Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.* 49: 205-364.
- CHEN, L.C.M., 1977 - The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. *Phycologia* 16, 2: 163-168.
- CHEN, L.C.M., MC LACHLAN, J., NEISH, A.C. & SHACKLOCK, P.F., 1973 - The ratio of kappa to lambda-carrageenan in nuclear phases of the rhodophycean algae, *Chondrus crispus* and *Gigartina stellata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 53: 11-16.
- CHEN, L.C.M., EDELSTEIN, T. & MC LACHLAN, J., 1974 - The life history of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. *Phycologia* 13: 287-294.
- CHIHARA, M., 1972 - Germination of carpospores of *Pilea californica* and *Schimmelmania plumosa* as found in Japan, with special reference to their life history. *Soc. Bot. Fr. Mémoires* : 313-322.
- CODOMIER, L., 1972 - Sur le cycle de *Neurocolon reniforme* (P. et R.) Zanardini (Rhodophycée, Gigartinale). *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 293-310.
- CODOMIER, L., 1974 - On the development of a foliose rhodophyte, *Schizymania dubyi* J. Ag. *VIII Intern. Seaweed Symposium Bangor* 17-24/8/1974 : Abstract.
- CODOMIER, L. & GIACCONE, G., 1972 - Sur quelques algues du détroit de Messine et des environs de la Sicile. *Giorn. Bot. Ital.* 106, 6 : 339-349.
- CORMACI, M., FURNARI, G. & SCAMMACCA, B., 1976 - Su alcune specie interessanti della flora algale della Sicilia orientale. *Boll. Pesca Pisc. Idrobiol.* 31, 1-2 : 177-186.
- CROUAN, P.L. & H.M., 1858 - Note sur quelques algues marines nouvelles de la rade de Brest. *Ann. Sc. nat. 4e série*, 9, 1: 1-7.
- CROUAN, P.L. & H.M., 1867 - Florule du Finistère. Brest : 262 p.
- DANGEARD, P., 1949 - Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Le Botan.* 34: 89-189.
- DAWSON, E.Y., 1953 - Marine red algae of Pacific Mexico, Part I. *Allan Hancock Pacific Exped.* 17 (1): 1-171.
- DAWSON, E.Y., 1961 - Marine red algae of Pacific Mexico, Part IV. *Pacif. nat.* 2: 191-280.
- DAWSON, E.Y. & NEUSHUL, M., 1966 - New records of marine algae from Anapaca Island, California. *Nov. Hedw.* 12: 173-187.
- DECEW, T. & WEST, J.A., 1977 - Life history relationship between *Gymnogongrus leptophyllus* and *Erythrodermis* (= *Petrocellis*) *haematis*. *Br. Phycol. J.* 12: 118.
- DELÉPINE, R., DELESALLE, B. & LAMBERT, C., 1979 - Sur l'existence d'un tétra-

- sporophyte dans le cycle de la Rhodophycée *Chaetangium fastigiatum* (Bory) J. Ag. aux Iles Kerguelen. *C. R. Acad. Sc. Paris* 289: 595-598.
- DENIZOT, M., 1968 — Les algues floridées encroûtantes (à l'exception des Corallinacées). Paris: 310 p.
- DICKIE, G., 1874 — On the «Algae» of Mauritius. *Linn. J. Bot.* 14: 190-202.
- DION, P. & DELÉPINE, R., 1979 — Cycles de développement de *Gigartina stellata* et *Petrocelis cruenta* (Rhodophyceae, Gigartinales). *Rev. Algol.* 14: 327-341.
- DIXON, P.S., 1963 — The Rhodophyta: some aspects of their biology. *Oceanogr. mar. biol. ann. Rev.* 1: 177-196.
- DIXON, P.S., MURRAY, S.N., RICHARDSON, W.N. & SCOTT, J.L., 1972 — Life history studies in genera of the Cryptonemiales. *Soc. bot. Fr. Mémoires*: 323-332.
- DIXON, P.S., 1973 — Biology of the Rhodophyta. *Univ. rev. bot.* 4: 285 p.
- DIXON, P.S. & IRVINE, L.M., 1977 — Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta Part 1. Introduction Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Nat. Hist.), London: 252 p.
- DIZERBO, A.H. & FLOCH, J.Y., 1971 — Excursion de Bretagne (Brest, 17-22 août 1970). *Bull. soc. Phycol. Fr.* 16: 82-88.
- DONZE, M., 1968 — The algal vegetation of the Ria de Arosa (N.W. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- DUBY, J.E., 1830 — *Botanicon gallicum*, II. Paris: XLVIII + 1068 p.
- EDELSTEIN, T. & MC LACHLAN, J., 1971 — Further observations on *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. *Phycologia* 10: 215-219.
- FARLOW, W.G., 1875 — List of the marine algae of the United States with notes on new or imperfectly known species. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 10: 351-380.
- FARNHAM, W.F. & FLETCHER, R.L., 1976 — The occurrence of a *Porphyradiscus similis* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. *Br. Phycol. J.* 11: 183-190.
- FELDMANN, J., 1942 — Remarques sur les Némastomacées. *Bull. Soc. bot. Fr.* 89: 104-113.
- FELDMANN, J., 1941 — Les algues marines de la côte des Albères. IV. Rhodophycées. *Rev. Algol.* 11: 77-100.
- FELDMANN, J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, Suppl.* 6: 152 p.
- FELDMANN, J., 1972 — Les problèmes actuels de l'alternance de générations chez les Algues. *Soc. bot. Fr. Mémoires*: 7-38.
- FELDMANN, J. & LAMI, R., 1941 — Flore et végétation marines de la côte basque française. *Bull. Soc. bot. Fr.* 88: 123-142.
- FRITSCH, F.E., 1945 — The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Cambridge: XVII + 791 p.
- FUNK, G., 1955 — Beitrage zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. *Publ. Stat. Zool. Napoli* 7, Suppl.: 178 p.
- FURNARI, G. & SCAMMACCA, B., 1970 — Flora algale dell'isola Lachea (Golfo di Catania). *Giorn. Bot. Ital.* 104, 3: 137-164.
- FURNARI, G., SCAMMACCA, B., CORMACI, M. & BATTIATO, A., 1977 — Zonazione della vegetazione sommersa dell'isola Lachea (Catania). *Atti IX Congr. Naz. Soc. Ital. Biol. Mar. Ischia*: 245-257.
- HAMEL, G., 1928 — Les algues de Vigo. *Rev. Algol.* 4: 81-95.
- HARVEY, H.W., 1846-1851 — *Phycologia Britannica*. London.
- HOEK, C. Van den & DONZE, M., 1966 — The algal vegetation of the rocky côte basque.

- Bull. C.E.R.S. Biarritz 6: 289-319.
- HUIZING, H.J., RIETEMA, H. & SIETSMA, J.H., 1979 — Cell wall constituents of several siphonous green algae in relation to morphology and taxonomy. *Br. Phycol. J.* 14: 25-32.
- IMPELLIZERI, G., MANGIAFICO, S., ORIENTE, G., PIATTELLI, M., SCIUTO, S., FATTORUSSO, E., MAGNO, S., SANTACROCE, C. & SICA, D., 1975 — Amino acids and low molecular weight carbohydrates of some marine red algae. *Phytochemistry* 14: 1549-1557.
- IRVINE, D.E.G., SMITH, R.M., TITTLE, I., FLETCHER, R.L. & FARNHAM, W.F., 1972 — A survey of the marine algae of Lundy. *Br. Phycol. J.* 7: 119-135.
- KIM, D.H., 1976 — A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinaeae (Rhodophyta, Gigartinales). *Nov. Hedw.* 27: 1-94.
- KNAGGS, F.W., 1969 — A review of Florideophycidean life histories and of the culture techniques employed in their investigation. *Nov. Hedw.* 18: 293-330.
- KNIEP, H., 1928 — Die Sexualität der Niederen Pflanzen. Jena: I-VI + 546 p.
- KORNMANN, P., 1970 — Eine mutation bei der Siphonalen Grünalge *Derbesia marina*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 21: 1-8.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.H., 1977 — Meeresalgen von Helgoland Bentische Grün, Braün und Rotalgen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 29: 1-289
- KRAFT, G.T., 1975 — Considération of the order Cryptonemiales and the families Nemastomataceae and Furcellariaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in light of the morphology of *Adelophyton cornutum* (J. Agardh) gen. et comb. nov. from southern Australia. *Br. phycol. J.* 10: 279-290.
- KRAFT, G.T. & ABBOTT, I.A., 1971 — *Predaea weldii*, a new species of Rhodophyta from Hawaii, with an evaluation of the genus. *J. Phycol.* 7: 194-202.
- KRAFT, G.T. & JOHN, D.M. — The morphology and ecology of the *Nemastoma* and *Predaea* species (Nemastomataceae, Rhodophyta) from Ghana. *Br. phycol. J.* 11: 331-344.
- KUCKUCK, P., 1912 — Ueber *Platoma bairdii* (Farl.) Kuck. *Wiss. Meeresunters. Helgoland.* N. F. 5: 187-208.
- KÜTZING, F.T., 1843 — Phycologia generalis. Leipzig. 458 p.
- KYLIN, H., 1930 — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2*, 26, 6: 5-104.
- KYLIN, H., 1932 — Die Florideenordnung Gigartinales. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2*, 28, 8: 5-88.
- KYLIN, H., 1956 — Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund: XV + 673 p.
- LAMI, R., 1943 — Dragages algologiques dans la région de Painpol et du Trieux. *Bull. Lab. mar. Dinard* 25: 19-25.
- LANCELOT, A., 1961 — Recherches biologiques et océanographiques sur les végétaux marins des côtes françaises entre la Loire et la Gironde. *Rev. Algol., Mém. hors série*, 2: 210 p.
- MAGNE, F. 1961a — Sur le cycle cytologique du *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252: 157-169.
- MAGNE, F., 1961b — Sur la cytologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici comme à cycle cytologique entièrement haplophasique. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252: 4023-4024.
- MAGNE, F., 1964 — Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles? *C. R. 4e Congrès Int. des Algues marines, Biarritz 1961*, Pergamon Press: 112-116.
- MAGNE, F., 1967 — Sur le déroulement et le lieu de la méiose chez les Lémanécées (Rhodophycées, Némationales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 265: 670-673.

- MAGNE, F., 1972 — Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 247-268.
- MAYHOUB, H., 1973 — Cycle de développement de *Calosiphonia vermicularis* (J. Agardh) Schmitz (Rhodophycée, Gigartinales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 277: 1137-1146.
- MIRANDA, F., 1931 — Sobre las algas y Cianofíceas del Cantabrico, especialmente de Gijón. *Trab. Mus. Nat. Cienc. Nat., ser. Bot.* 25: 1-106.
- MONTAGNE, C., 1840 — *Phytographia canariensis*. In WEBB, P.B. & BERTHELOT, S., *Histoire naturelle des Iles Canaries*. T. 3, 2e part., *Plantae cellulares*. Paris : 197 p.
- MONTAGNE, C., 1849-1850 — Flore d'Algérie, *Phyceae*. In BORY DE SAINT-VINCENT et DURIEU DE MAISONNEUVE, *Exploration scientifique de l'Algérie*. Botanique. Paris : 197 p.
- NEWTON, L., 1931 — *A handbook of the British seaweeds*. London: 478 p.
- NORRIS, J.N. & BUCHER, K.E., 1977 — The genus *Platoma* (Gigartinales, Rhodophyta) with a description of *P. abbotiana* sp. nov. *J. Phycol.* 13: 155-162.
- NORTON, T.A., 1970 — The marine algae of County Wexford, Ireland. *Br. phycol. J.* 5: 257-266.
- NORTON, T.A., EBLING, F.J. & KITCHING, J.A., 1971 — Light and the distribution of organisms in a sea cave. *Fourth europ. Mar. Biol. Sympos. Cambridge* : 409-432.
- OKAMURA, K., 1929-1933 — *Icones of Japanese algae*. Vol. VI VII. Tokyo.
- PARKE, M. & DIXON, P.S., 1968 — Check-list of British marine algae., second revision. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 783-832.
- PICKMERE, S.E., PARSONS, M.J. & BAILEY, R.W., 1973 — Composition of *Gigartina carrageenan* in relation to sporophyte and gametophyte stages of the life cycle. *Phytochem.* 12: 2441-2444.
- POLANSHEK, A.R. & WEST, J.A., 1975 — Culture and hybridization studies on *Petrocelis* (Rhodophyta) from Alaska and California. *J. Phycol.* 11: 434-439.
- POLANSHEK, A.R. & WEST, J.A., 1977 — Culture and hybridization studies on *Gigartina papillata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 13: 141-149.
- ROSENVINGE, L.K., 1909-1931 — The marine algae of Denmark. *Danske Vidensk Selsk. Skr.*, 2 Raekke, 7: 630 p.
- RUENESS, J., 1978 — A note on development and reproduction in *Gigartina stellata* (Rhodophyceae, Gigartinales) from Norway. *Br. phycol. J.* 13: 87-90.
- RUSSELL, G., 1968 — List of marine algae from the isles of Scilly. *Br. phycol. J.* 7: 119-135.
- SAUVAGEAU, C., 1897 — Note préliminaire sur les algues marines du Golfe de Gascogne. *J. de Bot.* 11: 166-230.
- SCHMIDT, O.C., 1931 — Die marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dargestellt. *Bibhot. Bot.* 102: 1-116.
- SCHMITZ, F., 1889 — Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora* 72: 435-456.
- SCHMITZ, F., 1894 — Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Florideen, IV. *Nuova Notarisia* 5: 1-28.
- SCHMITZ, F. & HAUPTFLEISCH, P., 1897 — Rhodophyceae. In ENGLER, A. & PRANTL, K. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 1, 2, Leipzig: I-XII + 580 p.
- SCIUTO, S., PIATTELLI, M., CHILLEMÍ, R., FURNARI, G., & CORMACI, M., 1979 — The implication of *Haematocelis rubens* J. Agardh in the life history of *Schizymenia dubyi* (Chauvin) J. Agardh (Rhodophyta, Gigartinales): a chemical study. *Phycologia* 18, 3: 296-302.
- SEOANE-CAMBA, J., 1957 — Algas superiores de las rias bajas gallegas. *Inv. Pesqu.* 8: 15-28.

- SMITH, G.M., 1944 — Marine algae of the Monterey Peninsula, California. *Stanford Univ. Press*: VII + 622 p.
- SMITH, G.M. & HOLLENBERG, G.J., 1943 — On some Rhodophyceae from the Monterey Peninsula, California. *Amer. J. Bot.* 30: 211-222.
- SOUTH, G.R., HOOPER, R.G. & IRVINE, L.M., 1972 — The life history of *Turnerella pemyl* (Harv.) Schmitz. *Br. phycol. J.* 7: 221-233.
- STOSCH, H.A. von, 1964 — Wirkungen von Iod und Arsenit auf Meeressaigen Kultur. C. R. 4e Congrès Int. des Algues Marines, Biarritz 1961. Pergamon Press: 143-150.
- TOKIDA, J. & MASAKI, T., 1959 — Studies on the reproductive organs of red algae, III. On the structure and development of female organs in *Schizymenia dubyi*, *Gymnogongrus flabelliformis* and *Rhodymenia pertusa*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 10, 2: 87-96.
- TRELEASE, W., 1897 — Botanical observations on the Azores *Ann. Rep. Michig. bot. Gard.* 8: 77-220.
- UMESAKI, I., 1974 — The life history of *Nemastoma nakamurae* Yendo (Nemastomataceae, Rhodophyta) in culture. *J. Jap. Bot.* 49, 11: 346-352.
- VAN DER MEER, J.P. & TODD, E.R., 1977 — Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales). IV. Mitotic recombination and its relationship to mixed phases in the life history. *Can. J. Bot.* 55: 2810-2817.
- WATLING, R., IRVINE, L.M. & NORTON, T.A., 1970 — The marine algae of St Kilda. *Trans. Bot. Soc. Edimb.* 41: 31-42.
- WEST, J.A., 1972 — The life history of *Petrocelis franciscana*. *Br. phycol. J.* 7: 299-308.
- WEST, J.A. & POLANSHEK, A.R., 1972 — A *Gigartina* species with crustose tetrasporophyte. *J. Phycol.* 8, suppl.: 11.
- WEST, J.A. & POLANSHEK, A.R., 1975 — Culture studies on *Petrocelis cruenta* and *Gigartina stellata* (Rhodophyta) from the north Atlantic. *J. Phycol.* 11, suppl.: 17.
- WEST, J.A., POLANSHEK, A.R. & GUIRY, M.D., 1977 — The life history in culture of *Petrocelis cruenta* J. Ag. (Rhodophyta) from Ireland. *Br. Phycol. J.* 12: 45-53.
- WEST, J.A., POLANSHEK, A.R. & SHEVLIN, D.E., 1978 — Field and culture studies on *Gigartina agardhii* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 14: 416-426.

LÉGENDE DES FIGURES

Planche 1. — 1 à 6: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 1 à 3: différentes étapes de la formation du rameau carpogonial. — 4: rameau carpogonial. — 5 et 6: début du développement du carposporophyte (dans la fig. 6, la cellule support présente une cellule stérile qui n'a pas été figurée). — c1, c2: cellules du rameau carpogonial; ca: carpogone, ou emplacement du carpogone; cs: cellule support; cv: cellule végétative basale du rameau frère du rameau carpogonial; cvf: cellule végétative basale du rameau frère après sa fusion avec le carpogone; cvs: cellule végétative basale du rameau frère après l'établissement d'une connexion synaptrique avec le carpogone; fj: filament de jonction; ic: initiale du rameau carpogonial; rfc: rameau frère du rameau carpogonial; st: cellule stérile; t: trichogyne. — La cellule support, le rameau carpogonial, les cellules végétatives basales des deux rameaux frères du rameau carpogonial après l'établissement des connexions avec le carpogone, et les filaments de jonction, sont couverts d'un pointillé. — 1, 2, 5 et 6 sont à l'échelle A; 3 et 4, sont à l'échelle B.

Planche 2. — 7 à 12: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 7 à 11: différentes étapes de la formation du gonimoblaste. — 12: début du développement du carposporophyte (la cellule support présente un rameau stérile de deux cellules qui n'a pas été figuré; thalle générateur des carpospores mises en culture). — ax: cellule auxiliaire; fjf: filament de jonction centrifuge; fjp: filament de jonction centripète; g: gonimoblaste; mg: cellule mère du gonimoblaste; s: spermatis; pour les autres abréviations, se reporter à la Pl. 1. — La cellule auxiliaire, la cellule mère du gonimoblaste, le gonimoblaste, et les filaments de jonction, sont couverts d'un pointillé. — L'échelle est valable pour toutes les figures.

Planche 3. — 13 à 27: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 13 à 15: cellules sécrétrices, vues en surface (13), et de profil (14 et 15). — 16: spermatis. — 17, 18, 24 et 25: exemples de quelques rameaux carpogoniaux. — 19: stade juvénile de la formation d'un rameau carpogonial (cf. Pl. 1, fig. 1). — 20: jeune rameau carpogonial dont le trichogyne est à peine développé. — 21: début du développement du carposporophyte (cf. Pl. 1, fig. 5). — 22 et 27: développement du gonimoblaste (thalle générateur des carpospores mises en culture). — 23: gonimoblaste présentant des carpospores mûres (thalle générateur des carpospores mises en culture). — 26: cellule auxiliaire. — c: carpospores; pour les autres abréviations, se reporter aux Pl. 1 et 2. — 16 à 21 et 24 à 27: coloration au bleu d'aniline; 23: coloration au carmin acétique. — Toutes les échelles représentent 50 μm , sauf dans la fig. 16 où elle représente 25 μm .

Planche 4. — 28 à 36: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978; matériel en culture. — 28: premières divisions de carpospores au bout de 3 jours. — 29 et 30: aspects de quelques filaments. — 31 à 36: thalles encroûtants: 31 et 34: coupes transversales au niveau de la marge (dans la fig. 34 la marge est repliée sous l'hypothalle); 32: face inférieure avec rhizoïdes au niveau de la marge; 33: coupe transversale dans laquelle des synapses secondaires sont visibles (flèches); 35: face inférieure avec des rhizoïdes dont certains sont organisés en pseudo-disque; 36: coupe transversale radiale avec feutrage de rhizoïdes. — l: initiale; rh: rhizoïdes. — 33 et 35: matériel fixé et coloré au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50 μm .

Planche 5. — 37 et 38: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978; matériel en culture, coupes transversales radiales de thalles rampants (matériel fixé); au niveau de la marge (38), dans une portion plus âgée (37). — 39-51: *Haematocelis rubens*, Hendaye, octobre 1976. — 39: tétrasporocyste (thalle générateur des tétraspores mises en culture; coloration au carmin acétique). — 40 à 51: matériel en culture. — 40: premières divisions de tétraspores au bout de 3 jours. — 41 et 42: germinations âgées de 3 semaines. — 43 à 45: aspects de quelques filaments. — 46 et 51: thalle encroûtant, âgé de 14 mois, présentant trois jeunes bourgeonnements de frondes dressées, en vue de surface (46), et en coupe passant par deux des bourgeonnements (51). — 47 à 50: frondes dressées; 49: frondes nées, après 18 mois de culture, sur une germination massive; 47 et 48: frondes nées, après 22 mois de culture, sur un disque (47), et sur des germinations massives (48); 50: nouvelles frondes se formant sur la marge d'un disque. — Dans les fig. 37, 38, 41 à 43, 45 et 51, les échelles représentent 50 μm ; dans les fig. 39, 40 et 44, elles représentent 25 μm ; dans les fig. 46, 49 et 50, elles représentent 1 mm; dans les fig. 47 et 48, elles représentent 5 mm.

Planche 6. — 52 à 59: *Haematocelis rubens*, Hendaye, octobre 1976; matériel en culture. — 52 à 57: coupes transversales radiales de divers thalles encroûtants présentant des pousses dressées; 52: au niveau d'un jeune bourgeonnement; 53: au niveau de la marge; 55 et 57: dans des portions un peu plus âgées (la marge se situe à droite); 54 et 56: au niveau d'une fronde dressée de 100 μm environ, dans la zone tangentielle (54), dans la zone médiane de celle-ci (56). — 58: coupe transversale d'une fronde. — 59: coupe longitudinale d'une fronde passant par la zone apicale. — ac: cellule sécrétrice. — Dans les fig. 53, 55 et 57, les flèches en trait plein signalent la petite cellule portée au pôle postérieur de chaque cellule hypothallienne; certaines sont fusionnées avec la cellule de base de la file périthallienne

antérieure portée par la cellule hypothalienne plus âgée; dans la fig. 57, la flèche en pointillé signale une synapse secondaire à un autre niveau des files périthaliennes. — 52: matériel fixé; 53 à 57: matériel fixé et coloré au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50 μ m.

Planche 7. — 60 à 62: *Haematocelis rubens*, Hendeys, octobre 1976; matériel en culture. — 60: coupe transversale radiale d'un thalle encroûtant avec quelques rhizoïdes au niveau de la marge. — 62: surface d'une fronde et aspect de quelques cellules sécrétrices. — 63, 65 à 67: *Platoma cyclocolpa* (Mont.) Schmitz, Type (*Halymenia cyclocolpa* Montagne; herb. Montagne); cellules sécrétrices vues en surface où elles sont difficilement discernables (63), et de profil (65 à 67) où elles apparaissent intercalaires et localisées dans la couche profonde du cortex. — 64, 68 et 69: *Nemastoma dichotoma* J. Agardh (Trieste, Communicat. ex Herbario J.G. Agardh; herb. Gén.); cellules sécrétrices vues en surface (64), et de profil (68 et 69). — 68 et 69: coloration au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50 μ m; les fig. 63 à 66, 68 et 69, sont à l'échelle A; la fig. 67 est à l'échelle B.

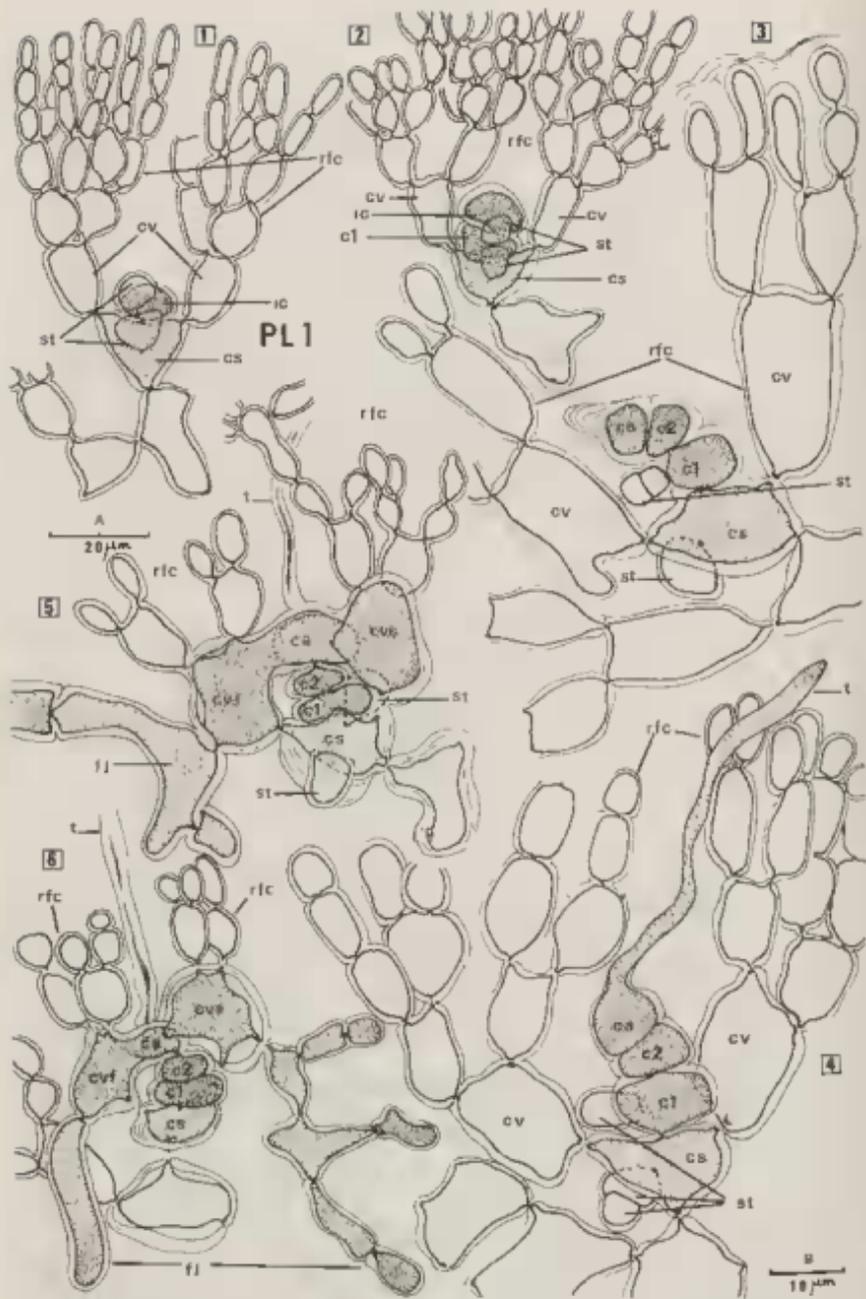


Planche 1

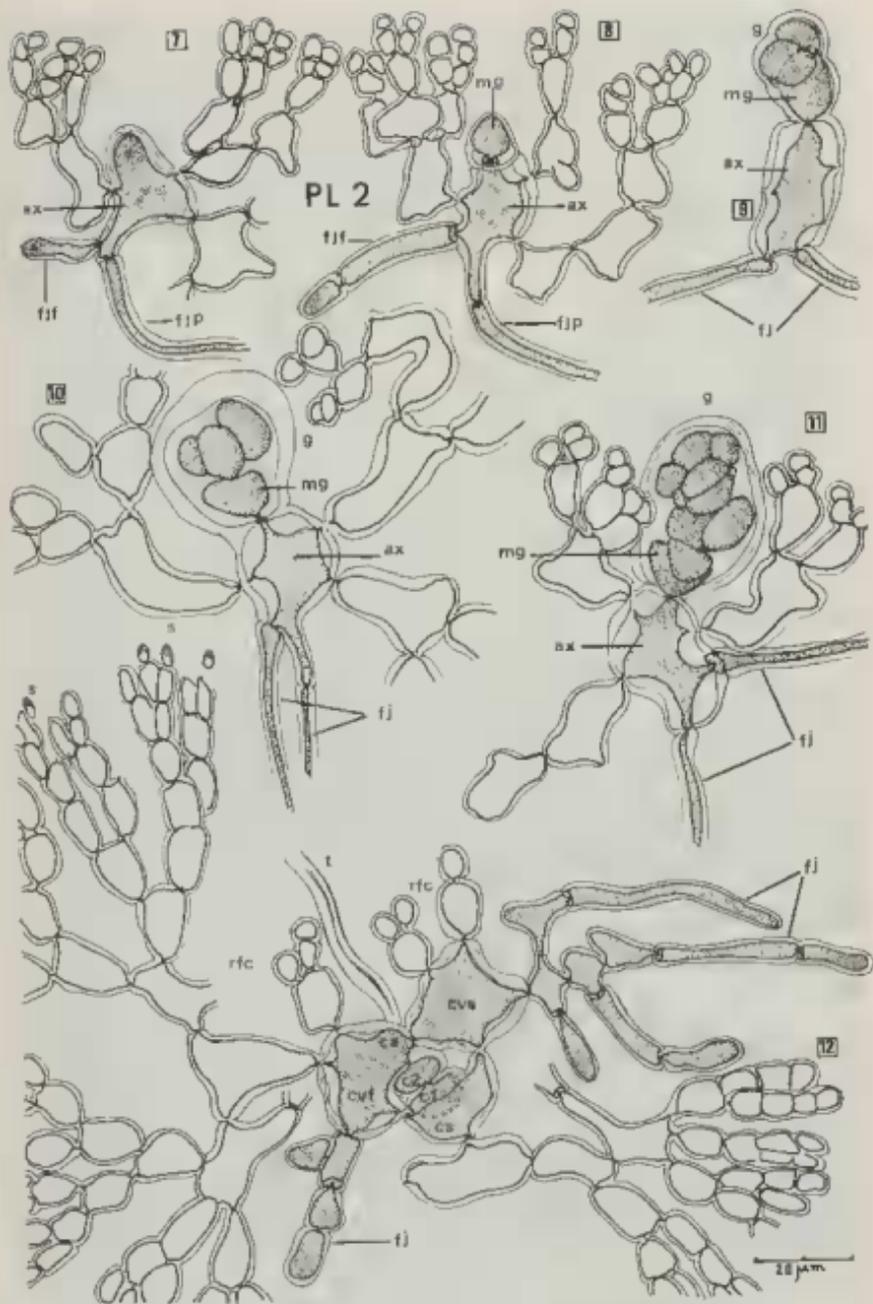


Planche 2

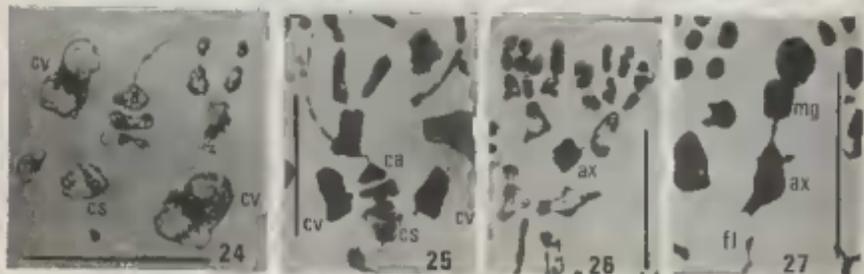
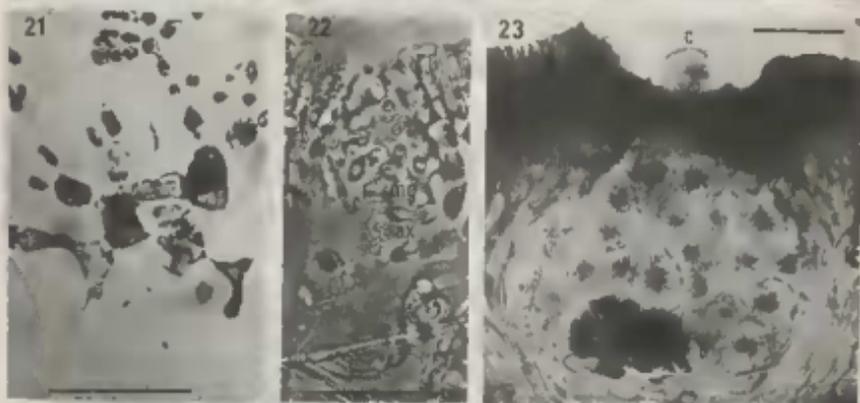
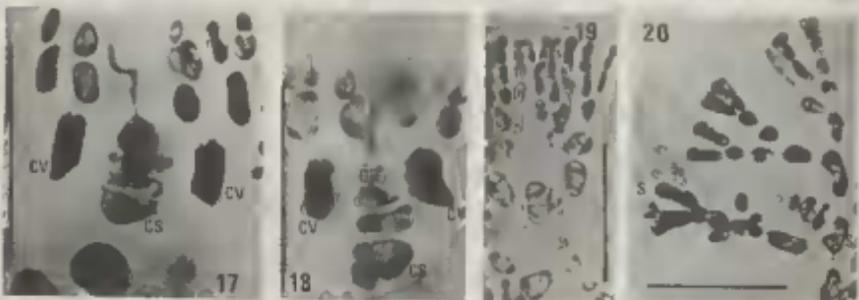


Planche 3

Ent. Div.
 MUSÉUM
 PARIS

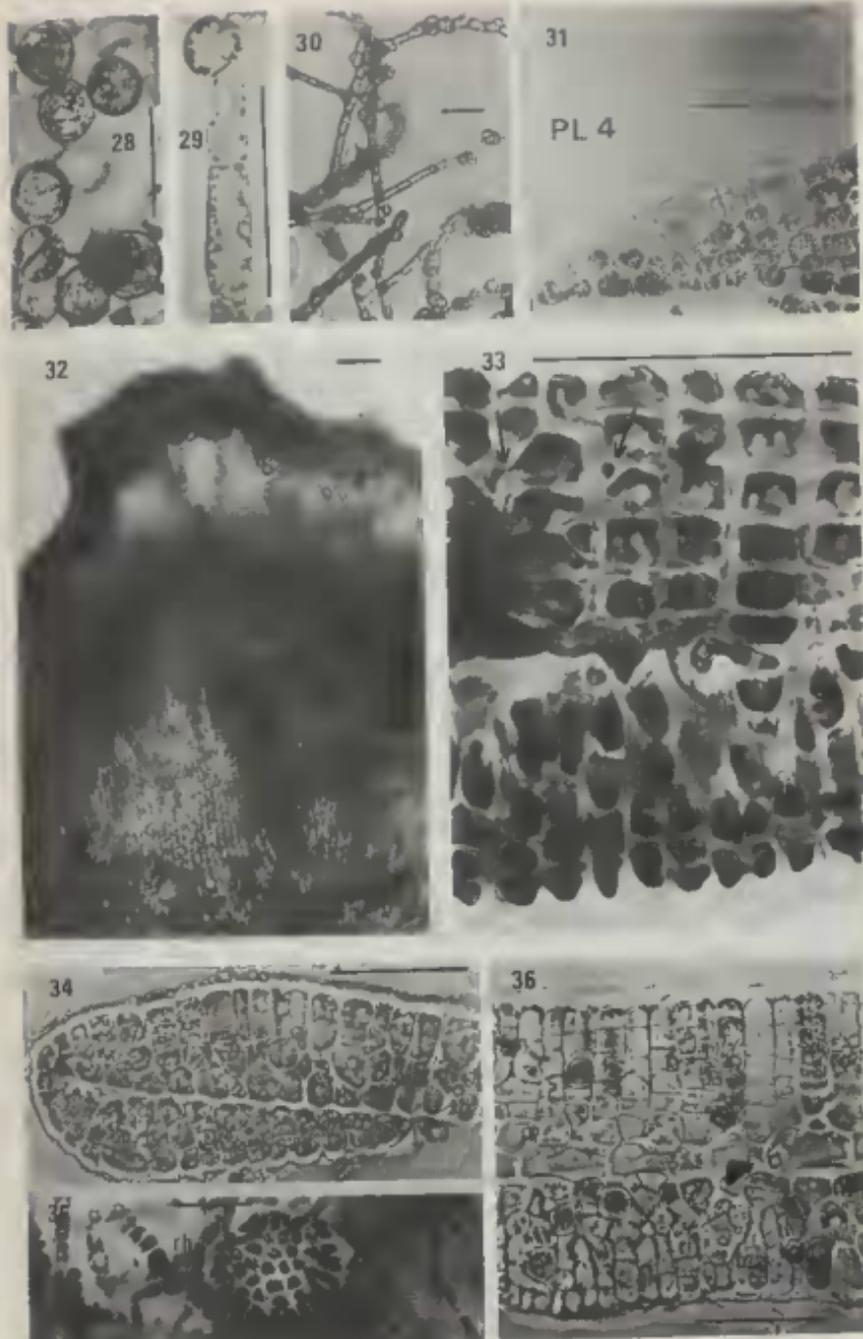


Planche 4



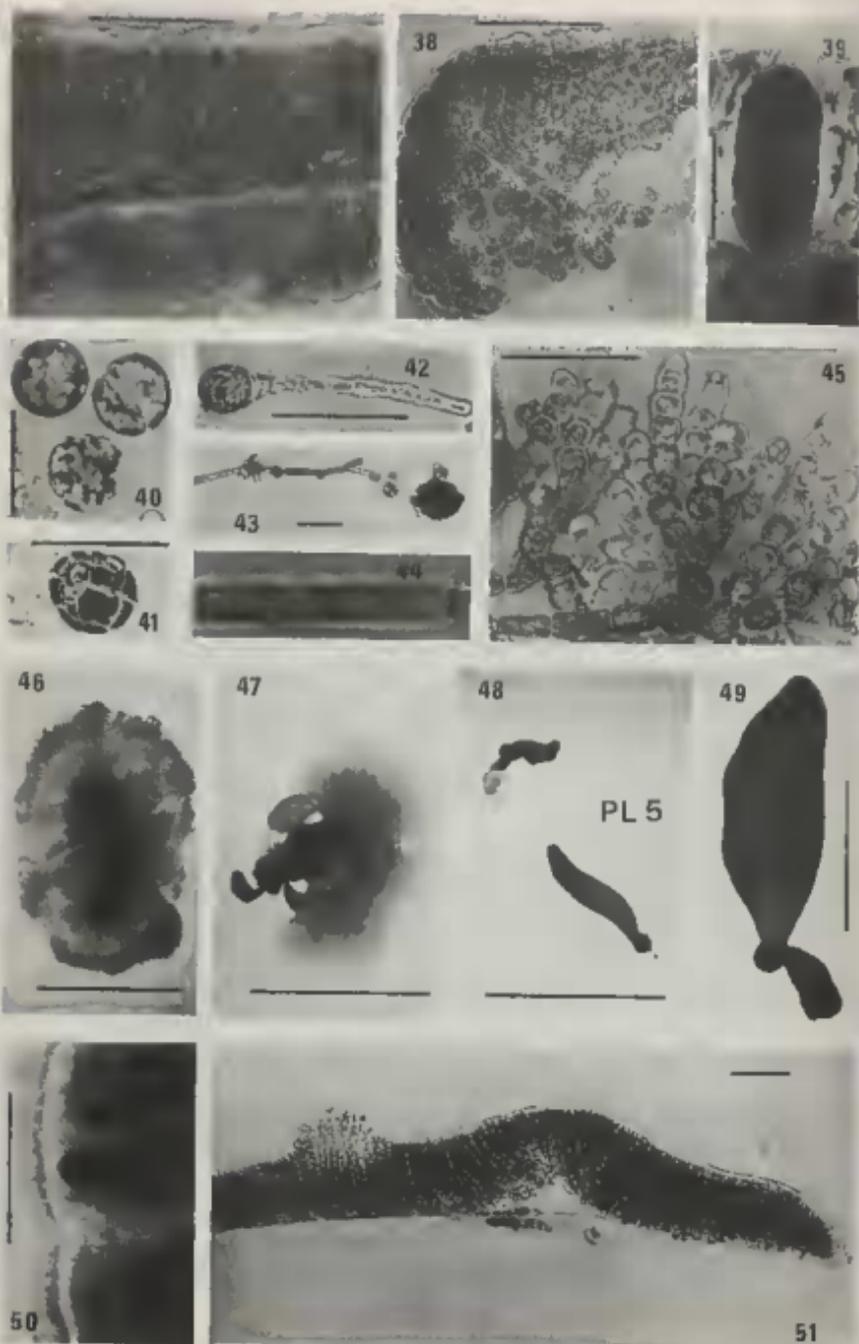


Planche 5

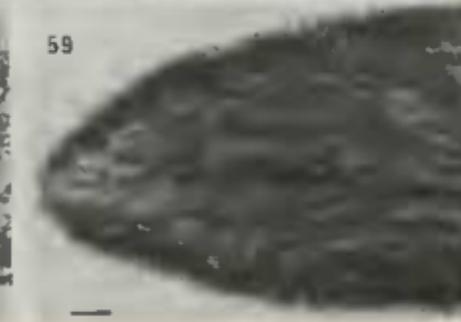
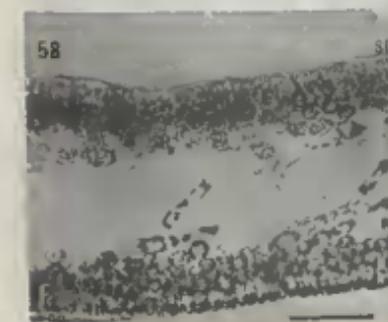
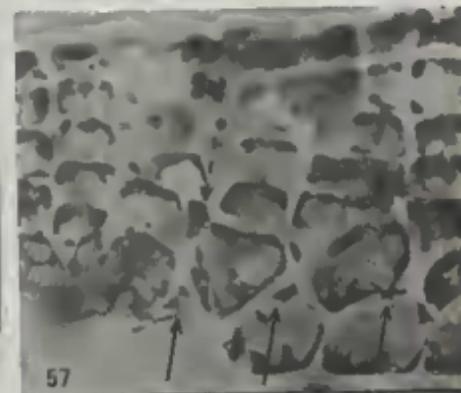
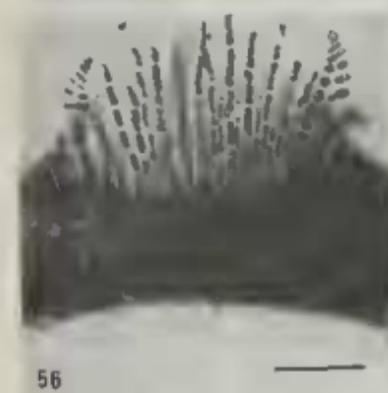
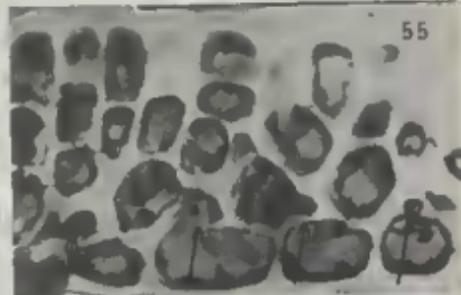
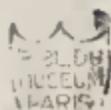


Planche 6



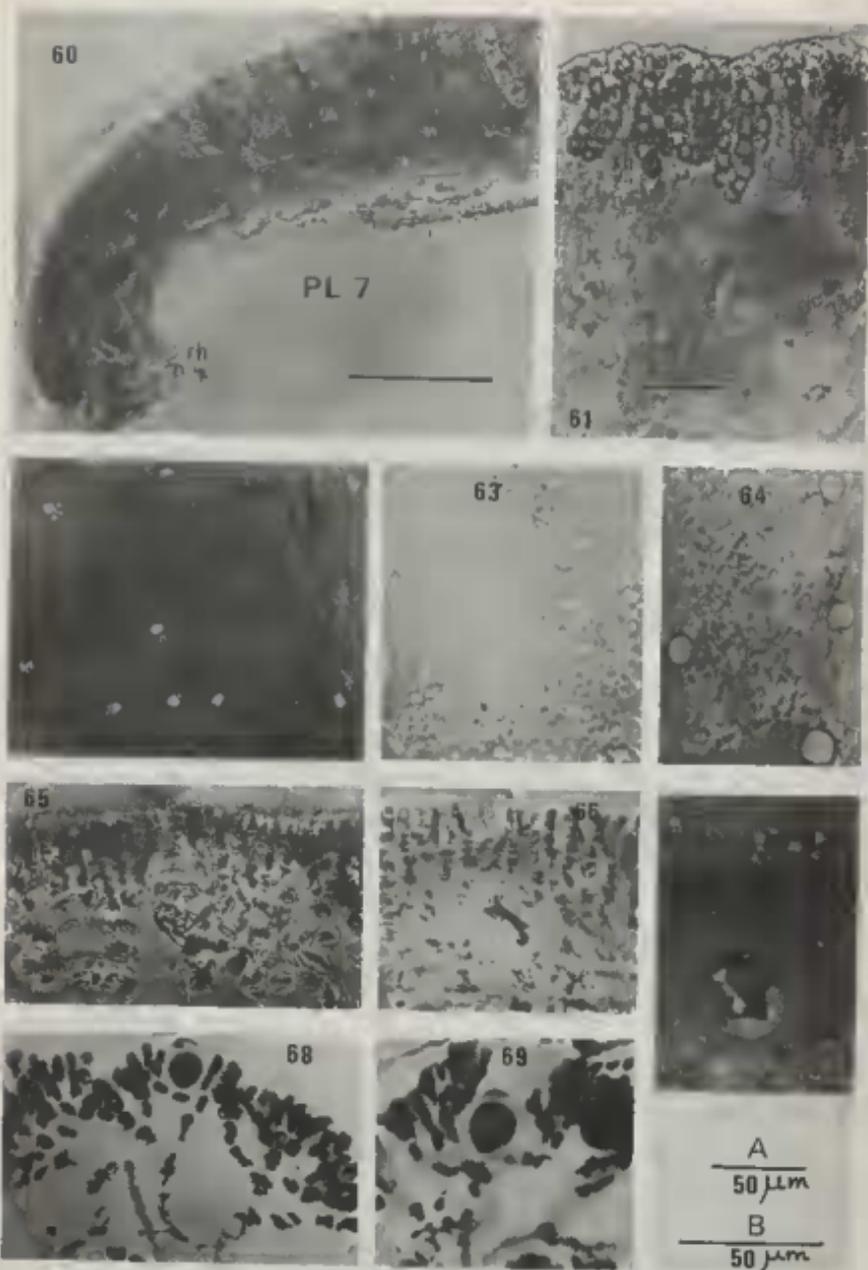


Planche 7